УДК 576.895.132+595.132:595.768.24

PARASITYLENCHUS KLIMENKORUM SP. N.¹ (NEMATODA, ALLANTONEMATIDAE) — ПАРАЗИТ МАЛОГО ЛИСТВЕННИЧНОГО КОРОЕДА ORTHOTOMICUS IARICIS (COLEOPTERA, IPIDAE)

Е. А. Коренченко

Дано описание самок и самцов двух генераций и биологии нематоды $Parasitylenchus\ klimenkorum\ sp.\ n.,$ обнаруженной у малого лиственничного короеда на лиственнице даурской в Магаданской обл. В жизненном цикле этого паразита установлено чередование двух морфологически различных гамогенетических генераций, одна из которых является полностью паразитической, другая имеет свободноживущие стадии, чем подтверждена диагностическая пенность данного биологического признака для всего рода Parasitylenchus.

Сбор материала производился в Магаданской обл. в среднем течении р. Омолон, на стационаре ИБПС «Абориген» (подножье хр. Большой Анначаг) и в окрестностях пос. Стекольный. Всего исследовано 85 жуков, 163 личинки, 48 куколок малого лиственничного короеда Orthotomicus laricis Fabr. и 17 проб трухи из его ходов на лиственнице даурской. Паразитические нематоды располагались свободно в полости тела насекомых: у личинок и куколок — в полости брюшка, у имаго — во всем теле, проникая в голову и даже в тазики и бедра ног. В трухе из ходов короеда найдены единичные экземпляры особей свободноживущих стадий. Значительное их количество (около 70 самцов и более 200 самок) получено в лабораторных условиях при содержании жуков в пробирках с кусочками луба лиственницы.

Типовой материал хранится в музее Всесоюзного института гельминтологии имени К. И. Скрябина (Москва): голотип (самец полностью паразитической генерации) — препарат № 23 074, паратипы — препараты № 23 075, 23 076, 23 077. Приводим описание найденных нематод.

Parasitylenchus klimenkorum Korentchenko sp. п.

В жизненном цикле $P.\ klimenkorum$ чередуются две морфологически различные гамогенетические генерации, одна из которых является полностью паразитической, другая имеет свободноживущие стадии.

Полностью паразитическая генерация. Самец (табл. 1). Тело цилиндрическое, в состоянии релаксации скручено спиралью на вентральную сторону (рис. 1, а). Головной конец тупой, головная капсула не обособлена от туловища. Стилет очень слабый: хорошо видны только дистальное острие и небольшие базальные головки. Корпус стилета просматривается очень редко. Пищевод слабо веретеновидный, его просвет очень тонкий. Пищеводные железы развиты слабо, свободно располагаются в полости тела червя (рис. 1, б), часто скрыты сильно развитой гонадой (рис. 1, в). Проток дорсальной железы открывается в просвет пищевода сразу позади стилета, протоки субвентральных желез — в средней части пищевода, в месте его расширения. Приблизительно на этом же уровне находится экскреторная пора. Гемизонид расположен позади нервного кольца. Кишечник изредка просматри-

¹ Вид назван в честь А. З. и О. И. Клименко — моих родителей.

Таблица 1 Основные морфометрические признаки самцов полностью паразитической генерации $Parasity lenchus\ klimenkorum\ (n=30,\ размеры\ в\ мкм)$

Параметры	Голотип	Среднее	Границы коле- баний	CV	
L	426	481.4±1.3	405—579	8.8	
D	14	20.8 ± 0.7	14—29	17.6	
St	9	7.6 ± 0.09	7—9	6.4	
E	34	32.1 ± 1.0	22-44	16.8	
H	84	67.9 ± 2.2	51-100	17.6	
Sp	14	14.4 ± 0.09	13—16	5.1	
Gu	4	4.2 ± 0.09	3-5	11.6	
Cd	32	34.2 + 0.5	30-42	8.6	
a	30.4	23.3 ± 0.5	16.7—30.4	12.1	
c	13.3	14.0 + 0.2	11.9—17.0	8.9	

Примечание. Е — расстояние от головного конца до экскреторной поры, Н — то же до гемизонида.

вается в передней части, обычно скрыт гонадой. Спикулы тиленхоидные, в вентральном положении их головки широкие, уплощенные, с небольшой выемкой на проксимальном конце; в строго латеральном положении головки необособлены, и спикулы имеют вид рожка (изогнутого конуса), сублатерально головки

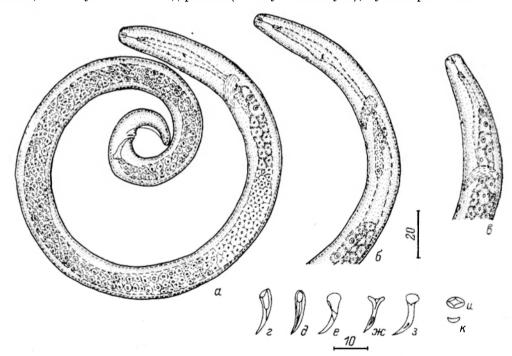


Рис. 1. Parasitylenchus klimenkorum sp. n. Паразитический самец. a — общий вид; b — передний отдел тела, латерально; b — головной конец, латерально; b — форма спикулы в зависимости от ракурса наблюдения; b — рулек, вентрально, b — то же, латерально. Масштаб в мкм.

выглядят округлыми (рис. 1, \mathfrak{d} —з). Рулек в виде овального желобка (рис. 1, \mathfrak{u} , κ). Половая система сильно развита, по протяженности занимает до 90 % длины тела, как правило, необращенная, но иногда с небольшим загибом (рис. 1, δ). У зрелых самцов выводные протоки гонады составляют более 3/4 длины всей половой трубки и заполнены крупными (3—4 мкм в диаметре) сперматозоидами с хорошо заметными ядрами. Хвост цилиндрический с закругленным

Таблица 2
Основные морфометрические признаки самок полностью паразитической генерации Parasitylenchus klimenkorum (размеры в мкм)

Параметры	L-IV, $n=30$			3релые, $n = 30$			
	средн е е	границы коле- баний	CV	среднее	границы коле- баний	cv	
L D St E V-A cd a c	511.3 ± 5.4 39.0 ± 1.3 9.3 ± 0.04 24.3 ± 0.3 16.8 ± 0.3 19.7 ± 0.4 11.2 ± 0.4 27.1 ± 0.8 92.6 ± 0.2	440—560 25—55 9—10 20—26 15—21 14—23 9.5—17.6 19.1—37.4 90.7—94.3	5.7 18.7 2.2 6.2 8.9 11.2 17.9 16.6 1.0	$\begin{array}{c} 974.1 \pm 32.9 \\ 73.3 \pm 3.1 \\ 9.4 \pm 0.04 \\ 30.2 \pm 1.2 \\ 23.8 \pm 1.09 \\ 18.0 \pm 0.7 \\ 13.9 \pm 0.54 \\ 57.8 \pm 2.2 \\ 95.5 \pm 0.15 \end{array}$	701-1437 $42-111$ $9-10$ $16-44$ $16-39$ $10-25$ $9.1-21.3$ $32.3-82.3$ $93.9-97.2$	18.5 23.0 2.6 22.6 23.6 20.4 21.5 21.5 0.8	

концом, реже тупоконический. Бурса имеется, очень узкая, хорошо заметна в субвентральном положении.

Йичинка самки IV стадии (табл. 2). Тело цилиндрическое, в состоянии релаксации изогнуто вентрально (рис. 2, а). Кутикула толстая, с хорошо заметной поперечной исчерченностью. Головной конец сужен. Стилет с небольшими базальными головками и необособленным дистальным острием. Пищевод веретеновидный. Гемизонид и пищеводные железы не выявлены. Кишечник атрофирован. Вульва со слегка выпуклыми губами. Матка после копуляции заполнена сперматозоидами, которые впоследствии продвигаются в область яйцевода, где образуется сперматека. Яичник довольно хорошо развит, прямой или с загибом. Хвост тупоконический с чашевидной выемкой на вершине (рис. 2, б).

Зрелая самка (табл. 2). Форма тела с возрастом значительно меняется. У более молодых особей (рис. 2, e, ϵ) тело толстое, цилиндрическое, с обособленным, значительно более узким головным концом. Стилет и пищевод, как у L-IV. Экскреторный проток в дистальной части сильно склеротизирован, что позволяет определить местонахождение экскреторной поры даже у старых особей. Вульва со слегка выпуклыми губами. Матка заполнена яйцами на разных стадиях дробления. Перед маткой находится толстостенная сперматека. Яичник простирается далеко вперед до области пищевода, прямой или с 1—2 загибами. Хвост конический, с закругленной вершиной. По мере созревания и накопления в матке яиц и личинок увеличивается толщина тела, иногда неравномерно, с образованием вздутий и сужений, или оно приобретает веретеновидную форму. Головной конец втягивается (рис. 2, ж). Форма хвоста становится довольно разнообразной (рис. 2, з-м). Стилет заметен у самок всех возрастов. Пищевод постепенно редуцируется. Матка занимает почти весь объем тела, заполнена яйцами и личинками (рис. $2, \partial$). Анус имеется, ректум образует ампуловидное расширение без видимого продолжения (рис. 2, е). Старые самки не содержат яиц и личинок и представляют собой практически пустые кутикулярные мешки.

Генерация, имеющая свободноживущие стадии. Свободноживущие стадии. Свободноживущий самец (табл. 3). Тело цилиндрическое, слабо изогнуто на вентральную сторону, с более сильным изгибом в хвостовой части (рис. 3, a). Головная капсула округлая, не обособлена от туловища. Стилет очень тонкий, его просвет и базальные головки не видны. Пищевод цилиндрический, слабо очерчен (рис. 3, б). Просвет пищевода и устья желез не просматриваются. Пищеводные железы развиты слабо и видны редко. Экскреторная пора расположена приблизительно на половине расстояния от головного конца до нервного кольца, гемизонид — несколько впереди последнего. Кишечник без просвета. Половая трубка обычно прямая, реже с небольшим загибом, занимает около половины длины тела. Спикулы, рулек и сперматозоиды, как у паразитического самца. Бурса несколько шире и более заметна, чем у последнего, хвост короче, тупоконический (рис. 3, в).

Инвазионная свободноживущая самка (табл. 3). Тело цилиндрическое, слегка суживающееся к головному и хвостовому концам,

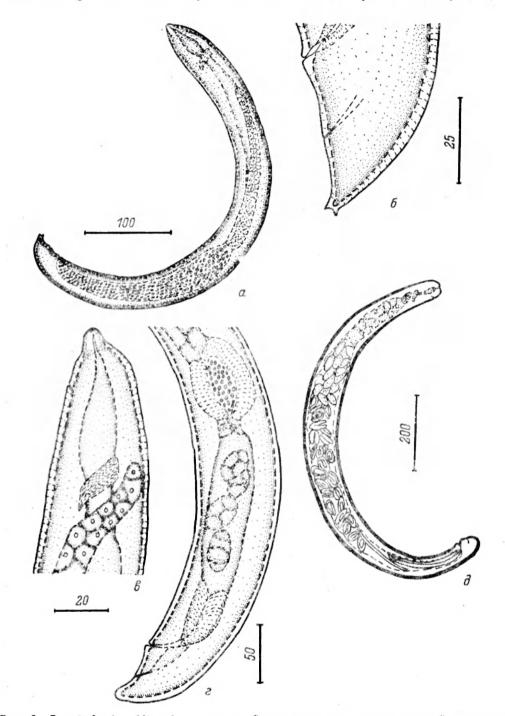


Рис. 2. Parasitylenchus klimenkorum sp. n. Самка полностью паразитической генерации. a-b-1: a-b общий вид, b-b задний отдел тела, латерально; b-c-1 молодая самка, латерально: b-c-1 молодая самка, латерально: b-c-1 общий вид, b-c-1 задний отдел тела, b-c-1 передний отдел тела, b-c-1 передний отдел тела, b-c-1 передний отдел тела, b-c-1 масштаб в мкм.

в состоянии релаксации — прямое или слегка изогнуто в вентральную сторону. Кутикула с тонкой исчерченностью. Головной конец (рис. 4, a) закругленный, головная капсула не обособлена от туловища. Стилет сильный, с ши-

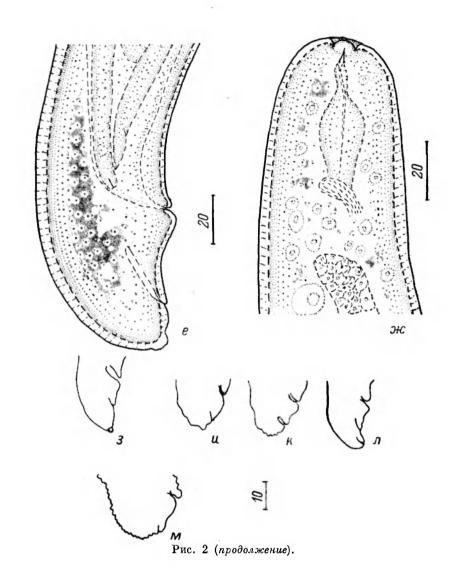


Таблица 3 Основные морфометрические признаки самцов и самок частично свободноживущей генерации *Parasitylenchus klimenkorum* (размеры в мкм)

				Самки				
Пара- метры	$oxed{Camum} n=20$			инвазионные свободноживущие $n=20$			врелые парази- тические $n=5$	
	среднее	границы колебаний	cv	среднее	границы колебаний	cv	границы коле- бан и й	
L D St E H Sp Gu V-A Cd a c V%	386.4±7.8 15.35±0.4 9.1±0.1 38.1±1.2 79.6±0.7 14.05±0.1 4.4±0.1 — 25.8±1.7 25.4±0.7 14.9±0.4	331—427 12—20 8—10 31—44 74—84 13—15 4—5 — 16—34 20.7—31.5 11.9—20.7	9.0 11.7 5.0 9.7 3.9 3.6 11.4 28.4 12.3 13.1	399.8±3.8 15.9±0.5 10.55±0.1 33.9±0.5 76.7±0.7 — 15.65±0.4 23.45±0.4 24.4±0.75 16.4±0.3 89.7±0.1	353—427 12—21 10—11 30—37 71—83 — — 13—20 20—27 18.2—30.8 14.6—18.5 89.1—90.6	4.3 15.4 4.8 6.6 4.1 — 10.2 8.5 13.8 8.5 0.5	781—939 75—91 10—11 — — — 23—28 7—12 8.6—12.1 42.5—111.6 95.0—96.4	

роким просветом, базальными головками. Просвет пищевода имеет склеротизированную выстилку до места впадения протоков субвентральных пищеводных желез, далее не виден. Устье протока дорсальной пищеводной железы расположено на расстоянии 4—7 мкм от основания стилета, устья протоков субвентральных желез — в передней половине пищевода (28—33 мкм от голов-

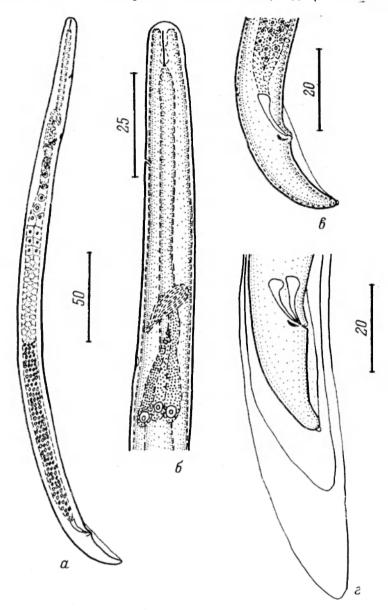


Рис. 3. Parasitylenchus klimenkorum sp. n. Свободноживущий самец, латерально.

а — общий вид; 6 — передний отдел тела; в — хвост; е — задний конец тела во время последней линьки: видны одновременно сбрасываемые два чехлика. Масштаб в мкм.

ного конца). Протоки пищеводных желез в месте их впадения в просвет пищевода образуют ампуловидные расширения, заполненные секретом, обладающим светопреломляющим свойством. Пищеводные железы длинные, узкие, простираются за нервным кольцом почти до середины тела (рис. 4, 6). Экскреторная пора хорошо видна, расположена приблизительно на уровне устьев протоков субвентральных пищеводных желез. Гемизонид на уровне нервного кольца. Кишечник без просвета, место его слияния с пищеводом скрыто пищеводными железами. Анус слабо различим. Недоразвитая половая система

(рис. 4, г) занимает около трети длины тела. Яичник состоит из 2—3 клеток с крупными ядрами. Яйцевод несколько уже яичника, состоит из двух рядов мелких соматических клеток. Матка представляет собой тонкостенный мешок, заполненный после копуляции сперматозоидами. Губы вульвы, представляющей собой округлое отверстие (рис. 4, в), слабо выпуклые. Хвост конический, с закругленным концом и небольшим мукро, сдвинутым на дорсальную сто-

рону.

Паразитическая самка из гемоцеля куколки хозяина (табл. 3). По форме тела (рис. 4, θ , e) напоминает зрелую самку полностью паразитической генерации. Головной конец втянут. Стилет хорошо развит (рис. 4, κ). Пищевод виден только в передней части. Экскреторная пора, нервное кольцо, гемизонид и пищеводные железы не просматриваются. Кишечник атрофирован. Анус заметен не всегда. Вульва функционирующая (рис. 4, s). Матка заполнена яйцами с формирующимися личинками, занимает не более половины длины тела. Яичник длинный, может образовывать петли и загибы. Хвост

округлый.

Дифференциальный диагноз. По современной номенклатуре (Слободянюк, 1984) в составе рода Parasitylenchus Micoletzky, 1922 числятся следующие виды: P. dispar (Fuchs, 1915) Micoletzky, 1922 (типовой), P. aculeatus Slankis, 1972, P. curvidentis (Fuchs, 1914) Micoletzky, 1922, P. diplogenus Welch, 1959. Последний вид, имеющий значительные морфологические отличия от других видов рода, включен в его состав условно до уточнения таксономического статуса. Из видов, принадлежность которых к роду Parasitylenchus не вызывает сомнения, свободноживущие самцы и самки описаны только для P. dispar (Fuchs, 1915), а паразитические самки отличаются большой изменчивостью морфологических признаков. Поэтому дифференциацию нового вида наиболее целесообразно проводить по паразитическим самцам. Последние у P. klimenkorum отличаются от таковых у P. dispar и P. aculeatus наличием хвостовой бурсы и формой спикул: у этих двух видов тело спикулы расширено в центральной части, шейка хорошо выражена, тогда как у спикулы $P.\ kli$ menkorum расширение в центральной части отсутствует, шейка не выражена ни в каких ракурсах. От P. curvidentis новый вид отличается более крупными размерами тела (у самцов P. curvidentis L=300-330 мкм, у самцов P. klimenkorum L=405-579 мкм), более длинными спикулами (соответственно 10—11 и 13—16 мкм) и формой спикулы: у P. curvidentis тело спикулы шире головки, у P. klimenkorum — уже.

Распространение и биология. Нематоды встречены во всех обследованных районах Магаданской обл. Экстенсивность инвазии малого лиственничного короеда паразитиленхами была наиболее высокой на Омолоне, где из 41 исследованного имаго заражено 17 (41 %), на «Аборигене» — 2 из 12 и в окрестностях Стекольного — 3 из 32 (9 %). Зараженные личинки — 2 из 152 исследованных (1.3 %) и куколки — 2 из 20 — встречены только в последнем районе. В личинках обнаружено по 1 самке, по строению и размерам тела сходных с инвазионными. В гемоцеле куколок уже были зрелые паразитические самки (2 и 3 экз.), в матках которых находились яйца с формирующимися личинками. В одной из куколок наряду с самками обнаружены 7 личинок нематод длиной 279—319 мкм. Стадию развития этих личинок определить не удалось. Самцов нематод в куколках хозяина не было. В гемоцеле молодых жуков, проходящих дополнительное питание в местах отрождения, были зрелые самцы, самки и личинки разных возрастов (интенсивность инвавии -1-27 самок, 3-31 самец и до 100 личинок в жуке). Подобная картина, но с более высокой интенсивностью инвазии (13-103 самки, 18-125 самцов и свыше 500 личинок разных возрастов) наблюдалась и у жуков, отловленных в период лёта и яйцекладки. У пяти зараженных жуков в кишечнике обнаружены личинки паразитиленхов длиной 291—336 мкм без признаков полового диморфизма. В короедах, закончивших яйцекладку, личинок нематод было очень мало — не более 30, а самки и самцы паразитов, полностью израсходовавшие свою половую продукцию, представляли собой почти пустые кутикулярные мешки. При помещении зараженных жуков в пробирку с лубом лиственницы через 5 дней в ней были обнаружены личинки нематод, аналогич-

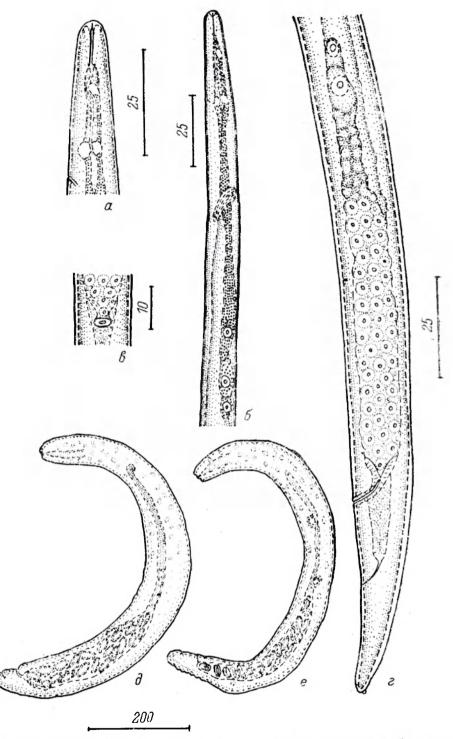


Рис. 4. Parasitylenchus klimenkorum sp. n. Самка генерации, имеющей свободноживущие стадии.

 $a-\varepsilon$ — инвазионная (свободноживущая): a — головной конец, латерально, b — передний отдел тела, латерально, e — область вульвы, вентрально, e — задний отдел тела, латерально; $\partial - a$ — эрелая паразитическая, латерально: ∂ , e — общий вид, m — головной конец, a — задний отдел тела. Масштаб в мкм.

ные таковым из кишечника короеда, которые затем развились в самцов и ювенильных самок частично свободноживущей генерации.

Анализ полученных данных позволяет проследить цикл развития $P.\ kli$ menkorum. Свободноживущие ювенильные самки нематод после кориогамного осеменения становятся инвазионными и заражают личинок хозяина. В куколках они достигают зрелости и начинают производить потомство. Поскольку в матках самок нематод, извлеченных из куколок короеда, обнаружены только яйна со сформировавшимися личинками, а выдупившихся личинок не было, вероятно, на этом этапе жизненного цикла нематоды являются яйцекладушими. После завершения метаморфоза насекомого и отрождения молодых жуков дочерние личинки нематод развиваются в самцов и самок полностью паразитической генерации. Осеменение этих самок происходит на 4-й стадии развития, после чего они линяют последний раз, достигают зрелости и начинают выделять личинок. В то же время продолжают плодиться самки предыдущей генерации, которые с возрастом становятся живородящими. Поэтому в молодых жуках короеда можно встретить нематод самых разных стадий развития. Личинки, отрожденные самками полностью паразитической гене-

рации, развиваются в гемоцеле жуков до достижения 4-го возраста, но при этом остаются в линном чехлике от предыдущей стадии. В период размножения короедов эти личинки через кишечник выходят из организма хозяина. В его ходах самцы линяют последний раз, сбрасывая сразу два чехлика (рис. 3, г). Линьку самок проследить не удалось. После копуляции самки становятся инвазионными, а самцы погибают.

Расшифровка жизненного цикла P. klimenkorum имеет большое значение для таксономии всего рода Parasitylenchus. В настоящее время существуют несколько морфологически сходных родов с весьма запутанной диагностикой, условно объединенных Слободянюк (1984) в «группу Parasitylenchus». Род Parasitylenchus s. str. отличается от других родов «группы» главным образом по признаку развития его представителей с чередованием двух гамогенетических генераций: полностью паразитической и частично свободноживущей. Но эта биологическая характеристика рода до настоящего времени не считалась бесспорной.

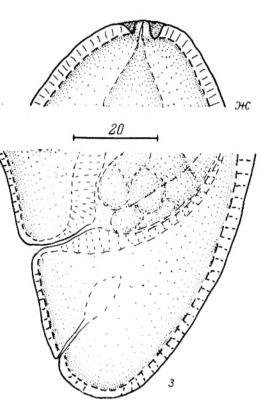


Рис. 4 (продолжение).

Чередование генераций у типового вида рода *P. dispar* наблюдали и описали Фукс (Fuchs, 1915) и Рюм (Rühm, 1956). Но в их описаниях имеется ряд недостатков, которые позволили другим исследователям (Сланкис. 1972: Massey, 1974, и др.) сомневаться в правильности выводов. Так, анализ описания Фукса заставляет предполагать, что он назвал свободноживущей и паразитической генерациями разные этапы развития одной и той же генерации (Wülker, 1929; Welch, 1959). Рюм детально исследовал жизненные циклы P. dispar и P. curvidentis, но чередование генераций проиллюстрировал только описанием для каждого вида двух типов паразитических самок. Сланкис, исследовав развитие P. dispar и P. aculeatus в имаго насекомых-хозяев, пришел к выводу, что диморфизм самок у этих нематод объясняется не чередованием генераций, а возрастными изменениями. Уэлч (Welch, 1959) наблюдал развитие с чередованием генераций у P. diplogenus. Но, как отмечалось выше, принадлежность данного вида к роду Parasitylenchus вызывает сомнение. После работ Сланкиса (1972) изучение биологии паразитиленхов не проводилось, и все таксономические замечания по роду (Слободянюк, 1984) основывались на анализе данных предыдущих авторов. Расшифровка жизненного цикла *P. kli*menkorum, основанная на изучении развития нематод в насекомых на всех фазах метаморфоза последних и во внешней среде, подкрепленная детальным описанием самцов и самок как полностью паразитической, так и частично свободноживущей генераций, полностью подтверждает правильность выводов Рюма и диагностическую ценность биологического признака развития паразитиленхов с чередованием двух бисексуальных генераций.

Литература

Сланкис А.Я. Паразиты короедов — Parasitylenchus dispar и Р. aculeatus sp. n. (Nematoda, Sphaerulariidae) — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. II, с. 1731—1737.

Слободяню к О.В. Энтомопатогенные нематоды двукрылых. Отряд Tylenchida. М., Наука, 1984. 199 с. Fuchs G. Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten. — Zool. Jb.

Abt. 3, 1915, Bd 38, N 3/4, S. 108—222.

Massey C. L. Biology and taxonomy of nematode parasities associates of bark beetles in the United States. Wash. (D. C.): Gov. print off., 1974. 288 p.

Rühm W. Die Nematoden der Ipiden. Parasitologische Schriftenreihe. H. 6. Jena, 1956.

Welch H. E. Taxonomy, life cycle, development, and habits of two new species of Allantomematidae (Nematoda) parasitic in drosophilid flies. — Parasitology, 1959, vol. 49, N 1/2, p. 83—103.
Wülker G. Bemerkungen zur Arbeit von G. Fuchs: «Die Parasiten einiger Rüssel und Bor-

kenkaler». — Z. Parasitenk., 1929, Bd 2, N 1, S. 291—293.

ибпс двиц со ан ссср, Магалан

Поступила 10.06.1985

PARASITYLENCHUS KLIMENKORUM SP. N. (NEMATODA, ALLANTONEMATIDAE), A PARASITE OF ORTHOTOMICUS LARICIS FABR. (COLEOPTERA, IPIDAE)

E. A. Korenchenko

SHMMARY

When studying helminth fauna of Orthotomicus laricis Fabr. on larch in the Magadan region there was found a new nematode species, Parasitylenchus klimenkorum sp. n., which differs from other species of the genus in the shape of spicules of parasitic males. In larvae and pupae of this bark beetle nematodes are localized in the abdominal cavity; in imagos they penetrate the thorax, head, coxae and even femurs of the legs. The development of the parasite proceeds with an alternation of two gamogenetic generations. Karyogamically inseminated females infect larvae of bark beetles, reach maturity in pupae and begin to produce progeny. In imago of the host males and females of the following, fully parasitic generation become mature. Larvae develop to the 4th stage and during the reproduction of the host leave it through the gut. The copulation of males and females of partially free-living generation takes place in passages, after that females become infectious and males die. Study of the life cycle of P. klimenkorum confirms the role of biological character of the development with an alternation of two bisexual generations in the diagnostics of the genus Parasitylenchus. When studying helminth fauna of Orthotomicus laricis Fabr. on larch in the Magadan retwo bisexual generations in the diagnostics of the genus Parasitylenchus.